

УДК 517.9

О рождении синфазного предельного цикла в ансамбле возбуждающе связанных элементов ФитцХью-Нагумо

© А. Г. Коротков¹, Т. А. Леванова²

Аннотация. В работе предложена и исследована эффективная с вычислительной точки зрения феноменологическая модель ансамбля двух нейроноподобных элементов ФитцХью-Нагумо, связанных с помощью симметричных синаптических возбуждающих связей. Используемая в работе связь между элементами задается функцией, зависящей от фазы активного элемента и являющейся гладкой аппроксимацией прямоугольной импульсной функции, часто используемой при моделировании связи между элементами. Данная функция зависит от трех управляющих параметров, задающих начало активации элемента, длительность его активации и силу связи. В работе с использованием аналитических методов показано существование в фазовом пространстве исследуемой модели синфазного предельного цикла, отвечающего регулярным колебаниям, при которых фазы и частоты обоих элементов совпадают. Доказано, что данный цикл возникает в результате суперкритической бифуркации Андронова-Хопфа. На плоскости параметров модели, задающих начало активации элемента и длительность активации, построена карта режимов активности и определены границы бифуркаций, приводящих к рождению этого цикла.

Ключевые слова: система ФитцХью-Нагумо, нейронный ансамбль, возбуждающая связь, синфазная спайковая активность, бифуркация Андронова-Хопфа.

1. Введение

Одной из задач нейродинамики является изучение моделей, описывающих поведение как отдельных нейронов, так и больших нейронных ансамблей. Такие математические модели могут быть разделены на два класса: реалистичные биологические и феноменологические модели. В первом случае различные биологические данные и биофизические принципы [1]–[2] должны быть учтены максимально подробно. К таким моделям относятся, например, известная модель Ходжкина-Хаксли [3] и ее различные модификации. В случае создания феноменологических моделей требуется воспроизведение конкретного, наблюдаемого в эксперименте биологического явления, и модель конструируется с учетом этого без рассмотрения лишних биологических нюансов. Некоторые из них представляют собой редукцию исходных реалистичных биологических моделей, как, например, широко используемая модель ФитцХью-Нагумо [4].

При составлении модели считается, что связь, с помощью которой передается потенциал действия (импульс) от пресинаптического нейрона (активного) к постсинаптическому (активируемому), определяется уравнением вида:

$$I_{syn}(t) = -g(t) \cdot (V(t) - V_{rev}),$$

¹ **Коротков Александр Геннадьевич**, аспирант, кафедра теории управления и динамики систем, Национальный исследовательский университет Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (603950, Н. Новгород, пр. Гагарина, д. 23), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9256-1643>, koralg81@gmail.com

² **Леванова Татьяна Александровна**, ассистент, кафедра теории управления и динамики систем, Национальный исследовательский университет Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (603950, Н. Новгород, пр. Гагарина, д. 23), кандидат физико-математических наук, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2034-7346>, tatianna.levanova@itmm.unn.ru

где $I_{syn}(t)$ — синаптический ток; V_{rev} — реверсивный потенциал; $g(t)$ — синаптическая проводимость; $V(t)$ — мембранный потенциал постсинаптического нейрона [5]– [6]. Существуют различные способы учета влияния этих процессов в математической модели. Это можно сделать с помощью дифференциального уравнения [7], с использованием уравнения с запаздывающим аргументом [8]–[9] или так называемой α -функции [10], [11]. При использовании α -функции синаптический ток рассчитывается по следующей формуле:

$$I_{syn}(t) = -g \cdot \alpha(t - t_0) \cdot (V(t) - V_{rev}),$$

где g — пиковая синаптическая проводимость; t_0 — время начала взаимодействия; $\alpha(t) = \frac{t}{\tau} \exp(-\frac{t}{\tau})$ — α -функция с параметром τ , определяющим характеристическое время взаимодействия между пре- и постсинаптическим нейронами.

Целью настоящей работы является аналитическое исследование возможности возникновения нейроноподобной активности в модели двух возбуждающе связанных элементов ФитцХью-Нагумо. При этом особое внимание будет уделено анализу бифуркаций рождения предельного *синфазного цикла*, на котором оба элемента совершают периодические колебания и имеют одинаковую фазу. В данной работе также предложен простой, с вычислительной точки зрения, способ феноменологического моделирования синаптической связи между элементами. С учетом этой связи для моделирования ансамбля импульс от пресинаптического элемента приходит на постсинаптический элемент, когда полярный угол пресинаптического элемента лежит в диапазоне, задаваемом двумя параметрами модели.

2. Модель ансамбля

В настоящей работе рассматривается ансамбль из двух возбудимых нейроноподобных элементов ФитцХью-Нагумо [4], связанных симметричными возбуждающими связями, которые, в соответствии с общими принципами, описанными, например, в [12], задаются функцией вида:

$$I(\phi) = \frac{g}{1 + e^{k(\alpha - \phi)} + e^{k(\phi - \beta)}}. \quad (2.1)$$

Здесь параметр g характеризует силу связи между элементами. При достаточно большом значении параметра k функция, задающая связь $I(\phi)$, где $\phi = \arctan \frac{y}{x}$, является гладкой и хорошо аппроксимирует прямоугольную импульсную функцию.

Передача активности от одного элемента другому происходит следующим образом. При достижении фазой ϕ активного пресинаптического элемента значения α на постсинаптический элемент подается ток постоянной амплитуды. Время его воздействия задается разностью $\delta = \beta - \alpha$, то есть воздействие прекращается, как только изображающая точка пресинаптического элемента на фазовой плоскости (x_i, y_i) активного i -го элемента ($i = 1, 2$) выйдет из сектора, заключенного между углами α и β . Если в момент начала активации постсинаптический элемент будет находиться в состоянии, близком к состоянию покоя, то в системе возникнет отклик. Описанный механизм схематично приведен на рис. 1 а. На нем изображена проекция предельного цикла на фазовую плоскость элемента. Когда изображающая точка находится в секторе, заключенном между углами α и $\alpha + \delta$ (часть проекции предельного цикла, попадающая в этот сектор, изображена красным цветом), на другой элемент подается активирующий импульс. На рис.1 б приведен график функции $I(\phi)$.

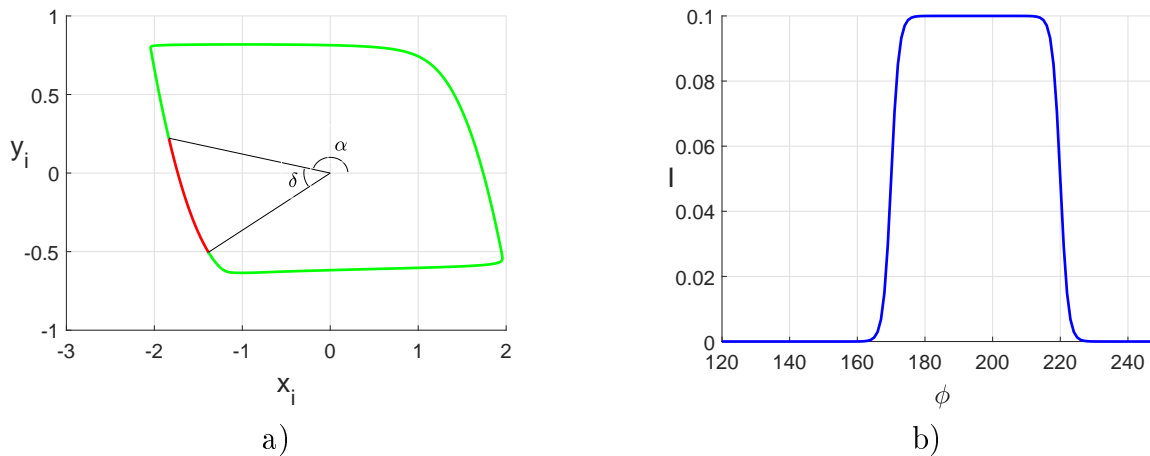


Рис. 1: (а) Механизм передачи активности от одного элемента другому. (б) График зависимости функции активации I от фазового угла ϕ .

Таким образом, ансамбль из двух связанных нейроноподобных элементов задается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \epsilon \dot{x}_1 = x_1 - x_1^3/3 - y_1 + I(\phi_2), \\ \dot{y}_1 = x_1 - a, \\ \epsilon \dot{x}_2 = x_2 - x_2^3/3 - y_2 + I(\phi_1), \\ \dot{y}_2 = x_2 - a, \end{cases} \quad (2.2)$$

где $\phi_i = \arctan \frac{y_i}{x_i}$ ($i = 1, 2$).

Заметим, что указанная система является инвариантной относительно замены $x_1 \leftrightarrow x_2, y_1 \leftrightarrow y_2$. В результате такой симметрии для каждой траектории системы $(x_1^*(t), y_1^*(t), x_2^*(t), y_2^*(t))$ либо существует симметричная относительно инвариантной плоскости $\{P : x_1 = x_2, y_1 = y_2\}$ траектория $(x_2^*(t), y_2^*(t), x_1^*(t), y_1^*(t))$, либо эта траектория симметрична самой себе (в частности, лежит в инвариантной плоскости P).

Далее зафиксируем следующие значения параметров: $a = -1.01$ (элементы находятся в возбуждимом режиме), $\epsilon = 0.01$, $k = 50$, $g = 0.1$. Из физического смысла параметра δ , задающего длительность активации элементов, следует, что $\delta > 0$, то есть $\alpha < \beta$. В последующих разделах исследуем влияние параметров связи α и δ на динамику ансамбля (2.2).

3. Аналитические исследования модели

В этом разделе мы приведем аналитические результаты исследования бифуркаций состояния равновесия в исследуемой системе и покажем, что при некоторых значениях параметров из него рождается синфазный предельный цикл в результате суперкритической бифуркации Андронова-Хопфа.

Состояния равновесия в системе определяются из соотношений

¹ В этой формуле y может быть приближенно выражено через x следующим образом: если изображающая точка находится в области медленных движений, то $y \approx x - x^3/3$, иначе $y = \pm \frac{2}{3}$.

$$\begin{cases} x_1 - x_1^3/3 - y_1 + I(\phi_2) = 0, \\ x_1 - a = 0, \\ x_2 - x_2^3/3 - y_2 + I(\phi_1) = 0, \\ x_2 - a = 0, \end{cases}$$

Отсюда найдем $x_1 = x_2 = a$ и получим систему для нахождения y_1 и y_2 :

$$\begin{cases} y_1 = a - a^3/3 + I(\arctan \frac{y_2}{a}) = \tilde{I}(y_2), \\ y_2 = a - a^3/3 + I(\arctan \frac{y_1}{a}) = \tilde{I}(y_1). \end{cases} \quad (3.1)$$

Решениями этой системы являются неподвижные точки и точки периода 2 отображения $\bar{y} = \tilde{I}(y)$. Каждой неподвижной точке y_0 соответствует состояние равновесия $O(a, y_0, a, y_0)$ системы (2.2), а паре точек периода 2 $y_{10} = \tilde{I}(y_{20})$ и $y_{20} = \tilde{I}(y_{10})$ — пара состояний равновесия $O_1(a, y_{10}, a, y_{20})$ и $O_2(a, y_{20}, a, y_{10})$. Матрица Якоби системы (2.2) имеет вид

$$\begin{bmatrix} \frac{1-x_1^2}{\epsilon} & -\frac{1}{\epsilon} & \frac{\partial I(\phi_2)}{\epsilon \partial x_2} & \frac{\partial I(\phi_2)}{\epsilon \partial y_2} \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{\partial I(\phi_1)}{\epsilon \partial x_1} & \frac{\partial I(\phi_1)}{\epsilon \partial y_1} & \frac{1-x_2^2}{\epsilon} & -\frac{1}{\epsilon} \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Следовательно, характеристическое уравнение может быть записано в виде

$$\left(\lambda \left(\lambda - \frac{1-x_1^2}{\epsilon} \right) + \frac{1}{\epsilon} \right) \left(\lambda \left(\lambda - \frac{1-x_2^2}{\epsilon} \right) + \frac{1}{\epsilon} \right) - \left(\frac{I_{x_1}}{\epsilon} \lambda + \frac{I_{y_1}}{\epsilon} \right) \left(\frac{I_{x_2}}{\epsilon} \lambda + \frac{I_{y_2}}{\epsilon} \right) = 0. \quad (3.2)$$

В состоянии равновесия $O(a, y_0, a, y_0)$ для частных производных функции связи $I(\phi)$ выполняются следующие соотношения: $I_{x_1}(a, y_0) = I_{x_2}(a, y_0) = I_x$, $I_{y_1}(a, y_0) = I_{y_2}(a, y_0) = I_y$. Тогда характеристическое уравнение (3.2) может быть преобразовано к виду

$$\left(\lambda \left(\lambda - \frac{1-a^2}{\epsilon} \right) + \frac{1}{\epsilon} \right)^2 - \left(\frac{I_x}{\epsilon} \lambda + \frac{I_y}{\epsilon} \right)^2 = 0.$$

Найдем корни указанного характеристического уравнения:

$$\begin{cases} \lambda_{1,2} = \frac{1-a^2 + I_x \pm \sqrt{(1-a^2)^2 + 2(1-a^2)I_x + I_x^2 - 4\epsilon(1-I_y)}}{2\epsilon}, \\ \lambda_{3,4} = \frac{1-a^2 - I_x \pm \sqrt{(1-a^2)^2 - 2(1-a^2)I_x + I_x^2 - 4\epsilon(1-I_y)}}{2\epsilon}. \end{cases}$$

Таким образом, состояние равновесия $O(a, y_0, a, y_0)$ претерпевает бифуркацию Андронова-Хопфа при выполнении одного из двух условий:

$$\begin{cases} 1 - a^2 + I_x = 0, \\ (1 - a^2)^2 + 2(1 - a^2)I_x + I_x^2 - 4\epsilon(1 - I_y) < 0 \end{cases} \quad (3.3)$$

или

$$\begin{cases} 1 - a^2 - I_x = 0, \\ (1 - a^2)^2 - 2(1 - a^2)I_x + I_x^2 - 4\epsilon(1 + I_y) < 0. \end{cases} \quad (3.4)$$

Условия (3.3) и (3.4) можно привести к виду

$$\begin{cases} 1 - a^2 + I_x = 0 \\ I_y < 1 \end{cases} \quad \text{или} \quad \begin{cases} 1 - a^2 - I_x = 0 \\ I_y > -1 \end{cases} \quad (3.5)$$

Далее определим частные производные I_x и I_y от функции связи, заданной уравнением (2.1):

$$\begin{cases} \frac{\partial I}{\partial x} = \frac{gky (e^{k(\arctan \frac{y}{x} - \beta)} - e^{k(\alpha - \arctan \frac{y}{x})})}{(x^2 + y^2) (1 + e^{k(\alpha - \arctan \frac{y}{x})} + e^{k(\arctan \frac{y}{x} - \beta)})^2}, \\ \frac{\partial I}{\partial y} = -\frac{gkx (e^{k(\arctan \frac{y}{x} - \beta)} - e^{k(\alpha - \arctan \frac{y}{x})})}{(x^2 + y^2) (1 + e^{k(\alpha - \arctan \frac{y}{x})} + e^{k(\arctan \frac{y}{x} - \beta)})^2} = -\frac{x}{y} \frac{\partial I}{\partial x}. \end{cases} \quad (3.6)$$

Используя соотношение (3.6) и условия (3.5), можно получить следующие выражения:

$$\begin{cases} I_x = a^2 - 1 \\ \frac{a(1 - a^2)}{y_0} < 1 \end{cases} \quad \text{или} \quad \begin{cases} I_x = 1 - a^2 \\ \frac{a(1 - a^2)}{y_0} < 1 \end{cases} \quad (3.7)$$

Поскольку $0 < I(\phi) < g$, то $a - \frac{a^3}{3} < \tilde{I}(y) < a - \frac{a^3}{3} + g$. Тогда из системы (3.1) следует, что $a - \frac{a^3}{3} < y_0 < a - \frac{a^3}{3} + g$. При выбранных значениях параметров a и g из последнего неравенства следует, что $y_0 < 0$, а значит, неравенство $\frac{a(1-a^2)}{y_0} < 1$ выполнено. В итоге, в условиях (3.7) остаются только равенства. Дополнив эти равенства соотношением для определения координаты y_0 состояния равновесия O $a - a^3/3 - y_0 + I(\arctan \frac{y_0}{a}) = 0$, получим два условия, определяющих бифуркации Андронова-Хопфа:

$$\begin{cases} I_x = a^2 - 1, \\ a - a^3/3 - y_0 + I(\arctan \frac{y_0}{a}) = 0 \end{cases} \quad (3.8)$$

или

$$\begin{cases} I_x = 1 - a^2, \\ a - a^3/3 - y_0 + I(\arctan \frac{y_0}{a}) = 0. \end{cases} \quad (3.9)$$

Далее определим условия возникновения синфазного цикла качественными методами. Для синфазного предельного цикла выполняются условия $x_1(t) = x_2(t) = x(t)$ и $y_1(t) = y_2(t) = y(t)$. Тогда система (2.2) принимает вид

$$\begin{cases} \epsilon \dot{x} = x - x^3/3 - y + I(\phi), \\ \dot{y} = x - a. \end{cases}$$

При достаточно малом $I(\phi)$ неявная функция $y(x)$, задаваемая равенством

$$F(x, y) = x - x^3/3 - y + I(\phi) = 0, \quad (3.10)$$

имеет 2 экстремума. Бифуркация, в результате которой рождается синфазный цикл, происходит, когда функция $y(x)$ имеет экстремум при $x = a$: $y'(a) = 0$ (рождение предельного цикла происходит при переходе точки минимума влево от прямой $x = a$, в противном

случае цикл пропадает). Найдем производную функции, неявно заданной соотношением (3.10): $\frac{dy}{dx} = \frac{1 - x^2 + I_x}{1 - I_y}$. В итоге кривая бифуркации рождения цикла находится из условия

$$\begin{cases} 1 - a^2 + I_x = 0, \\ a - a^3/3 - y_0 + I(\arctan \frac{y_0}{a}) = 0, \end{cases}$$

которое совпадает с условием (3.8) бифуркации Андронова-Хопфа.

Чтобы из этих же соображений получить условие (3.9), нужно заметить, что для функции связи $I(\phi; \alpha, \beta)$ выполняется равенство $I(\phi; \alpha, \beta) \approx g - I(\phi; \beta, \alpha + 2\pi)$ (причем выполняется равенство $\lim_{k \rightarrow +\infty} (I(\phi; \alpha, \beta) + I(\phi; \beta, \alpha + 2\pi)) = g$). Тогда неявная функция $y(x)$ задается равенством $x - x^3/3 - y + g - I(\phi) = 0$, а ее производная имеет вид $\frac{dy}{dx} = \frac{1 - x^2 - I_x}{1 + I_y}$. Тогда кривая бифуркации рождения цикла будет задаваться системой

$$\begin{cases} 1 - a^2 - I_x = 0, \\ a - a^3/3 - y_0 + I(\arctan \frac{y_0}{a}) = 0. \end{cases}$$

Это условие совпадает с условием (3.9).

Таким образом, показано, что в результате бифуркации Андронова-Хопфа рождается устойчивый предельный синфазный цикл. Аналитическим путем найдены бифуркационные кривые, см. бифуркационную диаграмму на рис. 2.

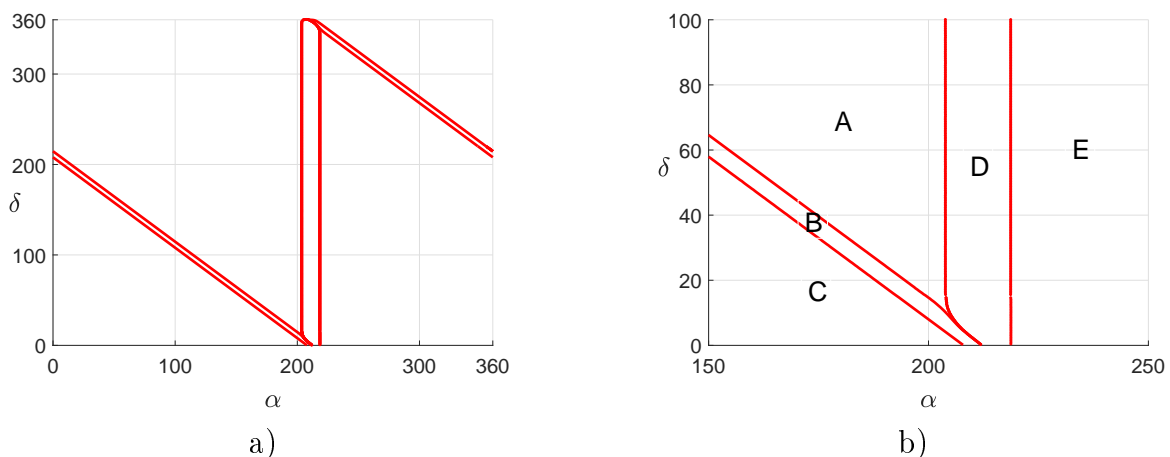


Рис. 2: Бифуркационная диаграмма и ее увеличенный фрагмент.

Отметим, что на построенной бифуркационной диаграмме область, отвечающая существованию устойчивого синфазного цикла, заключена между двумя почти вертикальными линиями (область D на рис. 2 б). В областях A , C и E аттрактором является состояние равновесия. В области D существует устойчивый синфазный предельный цикл, а состояние равновесия является седло-фокусом. В области B состояние равновесия также является седло-фокусным, однако, мы не можем утверждать, что здесь так же как и в области D возникает устойчивый синфазный цикл. Бифуркации в этой области требуют дополнительных исследований. При этом в области B (так же, как в D) состояние равновесия системы является седло-фокусным. Однако мы не можем утверждать, что в данном случае также рождается устойчивый синфазный цикл. Бифуркации в этой обла-

сти требуют дополнительного изучения. Мы планируем провести такие исследования в последующих работах.

4. Заключение

В работе проведены исследования рождения режима колебательной нейроноподобной активности в модели двух возбуждающе связанных элементов ФитцХью-Нагумо. Основным результатом работы является аналитическое доказательство возникновения синфазного предельного цикла, при движении по которому оба элемента совершают периодические колебания, оставаясь в одной фазе. На плоскости параметров, задающих связь между элементами, построены бифуркационные кривые, отвечающие возникновению такого режима.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ №17-72-10228.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. C. Koch, *Biophysics of computation: information processing in single neurons*, Oxford University Press, 2004.
2. E. De Schutter, ed., *Computational neuroscience: realistic modeling for experimentalists*, CRC Press, 2000.
3. A. L. Hodgkin, A. F. Huxley, “A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve”, *The Journal of Physiology*, **117**:4 (1952), 500–544.
4. H. P. Schwan, ed., *Biological engineering*, McGraw-Hill Companies, 1969.
5. E. De Schutter, ed., *Computational modeling methods for neuroscientists*, The MIT Press, 2009, 432 p.
6. J. Baladron, D. Fasoli, O. Faugeras, J. Touboul, “Mean-field description and propagation of chaos in networks of Hodgkin-Huxley and FitzHugh-Nagumo neurons”, *The Journal of Mathematical Neuroscience*, **2**:1 (2012), 10.
7. J. P. Keener, J. Sneyd, *Mathematical physiology*, Springer, New York, 1998.
8. O. Valles-Codina, R. Mobius, S. Rudiger, L. Schimansky-Geier, “Traveling echo waves in an array of excitable elements with time-delayed coupling”, *Physical Review E.*, **83**:3 (2011), 036209.
9. D. Rankovic, “Bifurcations of Fitzhugh-Nagumo excitable systems with chemical delayed coupling”, *Matematichkiy vesnik*, **63**:2 (2011), 103–114.
10. W. Shin, S. G. Lee, S. Kim, “Stochastic excitation of coherent dynamical states of two coupled FitzHugh-Nagumo neurons”, *Journal of the Korean Physical Society*, **48** (2006), 179–185.
11. D. Hansel, G. Mato, C. Meunier, “Phase dynamics for weakly coupled Hodgkin-Huxley neurons”, *EPL (Europhysics Letters)*, **23**:5 (1993), 367.

12. A. Destexhe, Z. F. Mainen, T. J. Sejnowski, “An efficient method for computing synaptic conductances based on a kinetic model of receptor binding”, *Neural Computation*, **6:1** (1994), 14–18.

Получена 11.05.2018

MSC2010 34C23,34C25,34C26

On born of in-phase limit cycle in ensemble of excitatory coupled FitzHugh-Nagumo elements

© A. G. Korotkov¹, T. A. Levanova²

Abstract. We proposed and studied numerically efficient phenomenological model of ensemble of two FitzHugh-Nagumo neuron-like elements that are coupled by symmetric synaptic excitatory coupling. This coupling is defined by function that depends on phase of active element and that is smooth approximation of rectangular impulse function. Above-mentioned coupling depends on three parameters that define the beginning of element activation, the duration of the activation and the coupling strength. We show analytically that in the phase space of the model there exists stable in-phase limit cycle that corresponds to regular oscillations with equal phases and frequencies of elements. It is proved that this limit cycle is a result of supercritical Andronov-Hopf bifurcation. The chart of activity regimes is depicted on the plane of parameters that define beginning and duration of activation. The boundaries of bifurcations that lead to birth of this cycle are found.

Key Words: FitzHugh-Nagumo system, neural ensemble, excitatory coupling, in-phase spike activity, Andronov-Hopf bifurcation.

REFERENCES

1. C. Koch, *Biophysics of computation: information processing in single neurons*, Oxford University Press, 2004.
2. E. De Schutter, ed., *Computational neuroscience: realistic modeling for experimentalists*, CRC Press, 2000.
3. A. L. Hodgkin, A. F. Huxley, “A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve”, *The Journal of physiology*, **117:4** (1952), 500–544.
4. H. P. Schwan, ed., *Biological engineering*, McGraw-Hill Companies, 1969.
5. E. De Schutter, ed., *Computational Modeling Methods for Neuroscientists*, The MIT Press, 2009, 432 p.
6. J. Baladron, D. Fasoli, O. Faugeras, J. Touboul, “Mean-field description and propagation of chaos in networks of Hodgkin-Huxley and FitzHugh-Nagumo neurons”, *The Journal of Mathematical Neuroscience*, **2:1** (2012), 10.

¹ **Alexander G. Korotkov**, PhD student, Department of Control Theory and System Dynamics, National Research University Nizhny Novgorod State University named after N.I. Lobachevsky (23 Prospekt Gagarina, 603950 Nizhni Novgorod, Russia), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9256-1643>, koralg81@gmail.com

² **Tatiana A. Levanova**, assistant, Department of Control Theory and System Dynamics, National Research University Nizhny Novgorod State University named after N.I. Lobachevsky (23 Prospekt Gagarina, 603950 Nizhni Novgorod, Russia), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2034-7346>, tatiana.levanova@itmm.unn.ru

7. J. P. Keener, J. Sneyd, *Mathematical physiology*, Springer, New York, 1998.
8. O. Valles-Codina, R. Mobius, S. Rudiger, L. Schimansky-Geier, “Traveling echo waves in an array of excitable elements with time-delayed coupling”, *Physical Review E.*, **83**:3 (2011), 036209.
9. D. Rankovic, “Bifurcations of Fitzhugh-Nagumo excitable systems with chemical delayed coupling”, *Matematicki vesnik*, **63**:2 (2011), 103–114.
10. W. Shin, S. G. Lee, S. Kim, “Stochastic excitation of coherent dynamical states of two coupled FitzHugh-Nagumo neurons”, *Journal of the Korean Physical Society*, **48** (2006), 179–185.
11. D. Hansel, G. Mato, C. Meunier, “Phase dynamics for weakly coupled Hodgkin-Huxley neurons”, *EPL (Europhysics Letters)*, **23**:5 (1993), 367.
12. A. Destexhe, Z. F. Mainen, T. J. Sejnowski, “An efficient method for computing synaptic conductances based on a kinetic model of receptor binding”, *Neural computation*, **6**:1 (1994), 14–18.

Submitted 11.05.2018